植物分类学报 37(1):10~19(1999)
Acta Phytotaxonomica Sinica

石荠苎属的遗传分化与种间关系分析*

周世良
(中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室 北京 100093)

Genetic divergence and analysis of the relationships between species of *Mosla* (Labiatae)

ZHOU Shi-Liang
(*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093, China)

Abstract Seven species were recognized in *Mosla* in China. *M. pauciflora* (C. Y. Wu) C. Y. Wu et H. W. Li is an allotetraploid (2n = 36), while the other six species are diploids (2n = 18). Cluster analysis based on allozyme data from 28 loci of 15 enzyme systems reveals that the six diploid species formed three species pairs. *M. cavaleriei* Lévl. is closely related to *M. dianthera* (Buch.-Ham. ex Roxb.) Maxim., *M. chinensis* and *M. hangchouensis* Matsuda are sibling species, and *M. scabra* (Thunb.) C. Y. Wu et H. W. Li is allied to *M. soochouensis*. Although *M. cavaleriei* and *M. dianthera* are close relatives, considerable genetic divergence has been detected between them. One third of alleles are unique to either of them, and 28.6% of their loci have different alleles fixed. The average genetic identity (I) between populations of these two species is 0.770, and the average genetic distance (D) is 0.261. *M. scabra* and *M. soochouensis* are the least divergent species pair ($I = 0.979$, $D = 0.025$). No completely divergent locus was detected, and the percentages of unique alleles are 11.1% to *M. scabra* and 16.7% to *M. soochouensis*. This finding indicates that a high level of genetic differentiation is unnecessarily a prerequisite of speciation. A moderate divergence is detected between *M. chinensis* and *M. hangchouensis* ($I = 0.899$, $D = 0.107$, and 7.1% of completely diverged loci) yet the latter harbors four times as many unique alleles (45.1%) as the former does(11.8%). Compared to the genetic divergence between *M. scabra* and *M. soochouensis*, *M. dianthera* and *M. hangchouensis* and may well been undergoing active speciation have the high genetic distance between populations (0.034 and 0.026 respectively).

Key words *Mosla*; Speciation; Reproductive isolation; Allozyme; Hybridization

摘要 杂交实验结果表明,石荠苎属(唇形科)中国产的7个种,即小花荠苎 *Mosla cavaleriei*、石香薷 *M. chinensis*、小鱼仙草 *M. dianthera*、杭州石荠苎 *M. hangchouensis*、疏花荠苎 *M. pauciflora*、石荠苎 *M. scabra* 和苏州石荠苎 *M. soochouensis*,彼此之间生殖隔离。这7个种中,疏花荠苎是四倍体,由杂交伴随多倍化产生。根据21个代表居群在15个酶系统的28个位点的等位酶资料分析,其余6个二倍体种组成3个亲缘关系密切的种对。杭州石荠苎和石香薷的亲缘关系最近,石香薷可能由于涉及繁育系统类型的大突变而与杭州石荠苎分化开来。小花荠苎与小鱼仙草比较接近,但它们的遗传分化很显著,除了突变之外,染色体结构也有大的变异,最明显的表现是随体的位置不同,小花荠苎的随体位于长臂上,而小鱼仙草与其它种一样,随体位于短臂上。石荠苎和苏州石荠苎在酶基因位点上的分化不大,但生境隔

* 国家自然科学基金(39670057,3939150)和中国科学院生物分类区系特别支持项目。
1998-03-23 收稿,1998-06-23 收修改稿。

离、花期隔离和繁育系统的差别等能有效地保持种的独立性。不同的生境要求、不同的花期、花的形态结构的分化、繁育系统类型的不同、杂种 F_1 代高度不育、染色体数目和核型的差异等均为石荠苎属下种间有效的隔离机制，而且近缘种间常是多种机制共同起作用。

关键词　石荠苎属；物种形成；生殖隔离；等位酶分析；杂交

因为物种居于生物多样性阶层结构的中心地位，所以物种形成的机制问题成了进化生物学的中心问题(Mayr,1982)。本世纪 60 年代以前，人们对遗传变异的分子基础知之甚少，物种形成式样的知识可归结为地理的物种形成模式。60 年代以来，随着分子生物学技术的飞速发展，人们对种内的遗传变异和种间的遗传分化有了广泛的了解，进化生物学从进化式样的研究转向进化过程的动态研究，物种形成的研究代表了这种动态研究的最深层次。然而由于生物界的高度复杂性，物种形成又是长时间的进化过程，是实验方法所难以模拟的，加上诸如对物种概念本身尚存不同看法等一系列困难，物种形成的研究显得相当落后，物种形成的遗传机制仍存在许多问题有待回答(Singh,1990)，例如，突发式物种形成与渐变式物种形成在自然界中的普遍性，基因和基因组变异在物种形成过程中的作用，以及物种形成的方式是地理模型为主还是遗传模型为主等。这些一般规律的总结需要依赖具体类群研究资料的积累。

石荠苎属 *Mosla* 作为物种形成的研究材料具有许多的有利条件，因为，(1)该属全世界 8 种，我国产 7 种，它们是小花荠苎 *M. cavaleriei* Lévl.、石香薷 *M. chinensis* Maxim.、小鱼仙草 *M. dianthera* (Buch.-Ham. ex Roxb.) Maxim.、杭州石荠苎 *M. hangchouensis* Matsuda、疏花荠苎 *M. pauciflora* (C. Y. Wu) C. Y. Wu et H. W. Li、石荠苎 *M. scabra* (J. F. Gmelin) Nakai 和苏州石荠苎 *M. soochouensis* Matsuda(S. L. Zhou①, 1995)。它们集中分布于华东地区，取材容易；(2)形态变异丰富，不同变异类型之间存在程度不同的生殖隔离(Zhou *et al.*, 1996)；(3)亲缘类群之间具有广布与地方特有两种分布类型，为探讨地理分布与物种形成的关系提供极好的研究对象；(4)具有染色体结构和数目的变异，可从细胞学角度揭示染色体机制的物种形成；(5)具有繁育系统的分化，对分析遗传变异导致繁育系统改变而促使物种迅速形成有重要价值；(6)一年生习性，使实验操作具有很大的便利。本文在将隔离因素的野外观察与生殖隔离的实验结果相结合的基础上，利用等位酶资料，从确定种间关系入手，初步分析石荠苎属的遗传分化和物种形成。

1　材料和方法

1.1　野外调查

1992～1997 年，作者对石荠苎属的分布、生物学特性和生态学特性进行了细致的调查和观察，调查范围北自辽宁省，南到广东省；东起沿海，西及云南、四川。生物学特性观察的重点放在花期和开花习性以及传粉昆虫的传粉行为上；生态学特性的调查主要是居群所在的地形地貌、光照、水分条件和土壤诸因素。在种子成熟季节的野外调查兼采收种子供实验之用。不同物种的代号、采样居群的编号和地点以及凭证标本列于表 1。

---

① S. L. Zhou, 1995. Systematics and Evolution of *Mosla* (Labiatae). Ph. D. dissertation. Beijing: Institute of Botany, CAS.

表1 染色体记数和等位酶分析材料的采样地点和凭证标本(PE)

Table 1 Sources and vouchers of plant materials sampled for chromosome number counting and allozyme analysis in this study.

Population	Origin	Vouchers
石香薷 *M. chinensis*(MCH)		
2101	Pingshan, Lianyungang City, Jiangsu Province	Zhou Shi-liang 92101
3110	Hecun Town, Jiangshan City, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 92110, 93110
3116	Mt. Nantianmen, Lichuan County, Hubei Province	Zhou Shi-liang 93116
小鱼仙草 *M. dianthera*(MDI)		
2204	Gelin, Hangzhou City, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 92204
2209	Mt. Maoshan, Longquan County, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 92209
3217	Mt. Dawu, Hui'an County, Fujian Province	Zhou Shi-liang 93217
2309	Mt. Maoshan, Longquan County, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 92209
石荠苎 *M. scabra*(MSC)		
2407	Mt. Huading, Tiantai County, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 92307
3415	Luojiashan, Wuhan City, Hubei Province	Zhou Shi-liang 93315
3417	Mt. Dawu, Hui'an County, Fujian Province	Zhou Shi-liang 93317
疏花荠苎 *M. pauciflora*(MPA)		
3516	Mt. Nantianmen, Lichuan County, Hubei Province	Zhou Shi-liang 931016
苏州石荠苎 *M. soochouensis*(MSO)		
2604	Gelin, Hangzhou City, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 92604
2607	Mt. Huading, Tiantai County, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 92607
杭州石荠苎 *M. hangchouensis*(MHA)		
3704, 4704	Gelin, Hangzhou City, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 93704, 94704
3705	Putuoshan, Dinghai City, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 92705, 93705
3706	Jinshan Park, Linhai City, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 92706, 93706
3707	Mt. Huading, Tiantai County, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 92707, 93707
3708	Zhongshan Park, Jiaojiang City, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 92708, 93708
3712	Mt. Wulong, Jiande City, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 93712, 94712
小花荠苎 *M. cavaleriei*(MCA)		
2807	Mt. Huading, Tiantai County, Zhejiang Province	Zhou Shi-liang 92807, 92807
3816	Mt. Nantianmen, Lichuan County, Hubei Province	Zhou Shi-liang 93816

1.2 杂交

1993年和1994年,作者利用上年采集的种子分别在杭州植物园和本室的实验基地建立人工居群,进行不同组合(表4)的常规杂交实验以确定繁育系统类型和生殖隔离的程度。由于多数种类花朵都很小,去雄操作非常困难,仅少数组合有正反交试验。杂交操作时,将花蕾的花冠连同雄蕊一同去除,然后套袋。等柱头具有了接受能力时给予授粉,间隔半天左右补授1~2次。花柱萎蔫后,去除纸袋。种子成熟后收集种子,第2年在实验基地播种,统计发育的子代个体数目。

1.3 细胞学观察和等位酶分析

染色体数目记数和核型分析的材料采用种子在恒温箱发芽的根尖,制片采用常规的压片法,详细过程将另文描述。等位酶分析的材料来自实验基地的实验居群。取材居群的来源列于表1。等位酶分析实验方法与Zhou *et al*.(1998)一致,数据处理采用Biosys-1软件包(Swofford & Selander,1981),因为从原产地移栽失败和种子的发芽率很低,疏花

荠苎没有等位酶资料。

2 结　果

2.1 染色体数目与核型

国产 7 个种中，除疏花荠苎为四倍体(2n = 36)外，其余 6 个种都是二倍体(2n = 18)，有关核型方面的研究将另文报道。

2.2 石荠苎属的种间关系

6 个二倍体种 21 个代表居群在 15 个酶系统获得 28 个位点的资料，用 Biosys-1 构建 Wagner 网络，从以最长分支为根的系统树(图 1)中不难看出，6 个种组成 3 个种对，即小花荠苎与小鱼仙草、石香薷与杭州石荠苎、石荠苎与苏州石荠苎。种对之间，石香薷与杭州石荠苎这一种对最先分化开来。

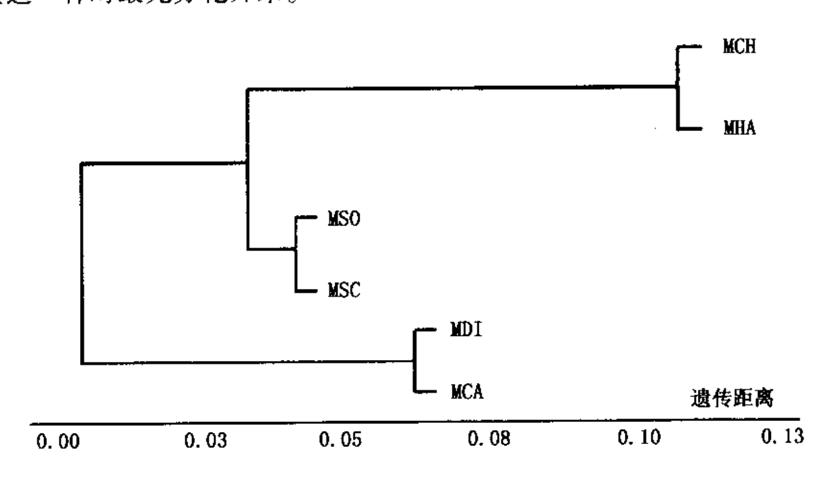


图 1　石荠苎属 6 个种由 15 个酶系统的 28 个位点构建的 Wagner 分支图(树全长 1.170)

Fig. 1　Wagner tree for 6 diploid species of *Mosla* based on Nei's(1978) genetic distance value. The tree is rooted at the longest branch and the total length is 1.170.

2.3 居群间的遗传差异和种间的遗传分化

2.3.1 种内居群间的遗传差异　居群间遗传差异最常用的指标是根井正利(Nei, 1978)的遗传一致度或遗传距离。表 2 是 6 个种 21 个代表居群之间的遗传一致度和遗传距离。从表中的数据可以看出，种内居群之间的遗传差异因物种而不同。石荠苎居群之间的差异很小，遗传距离小于 0.01。居群间遗传距离较大的是杭州石荠苎和小鱼仙草。杭州石荠苎居群之间的平均遗传距离为 0.026，而小鱼仙草居群之间的平均遗传距离达 0.034。杭州石荠苎的建德居群(4712)在遗传上与同种的其它居群的差异最大(Zhou *et al.*, 1998)，小鱼仙草居群之间的遗传差异则更加明显(图 2)。

2.3.2 种间的遗传分化　表 2 居群间的遗传一致度和遗传距离反映出种间遗传分化的情况。图 1 建立的种间关系使得从另外的角度去揭示种间的遗传分化成为可能。表 3 列出了 3 个种对的特有等位基因百分率、分化位点百分率、平均遗传一致度和平均遗传距离。

表2 石荠苎属21个居群的遗传相似性和

Table 2 Matrix of Nei's (1978) unbiased genetic identity (below diagonal) and

Population	2101	3110	3116	3204	2209	3217	2309	2407	3415	3417
2101		0.052	0.001	0.380	0.384	0.332	0.325	0.199	0.194	0.196
3110	0.950		0.062	0.471	0.474	0.417	0.410	0.266	0.267	0.270
3116	0.999	0.939		0.370	0.374	0.323	0.315	0.193	0.186	0.188
3204	0.684	0.625	0.690		0.001	0.038	0.057	0.165	0.187	0.189
2209	0.681	0.622	0.688	0.999		0.037	0.053	0.180	0.202	0.205
3217	0.717	0.659	0.724	0.963	0.964		0.018	0.134	0.156	0.158
2309	0.723	0.664	0.730	0.944	0.948	0.982		0.159	0.181	0.183
2407	0.820	0.767	0.825	0.848	0.835	0.875	0.853		0.005	0.006
3415	0.824	0.765	0.830	0.830	0.817	0.856	0.834	0.995		0.000
3417	0.822	0.763	0.829	0.828	0.815	0.854	0.833	0.994	1.000	
4604	0.801	0.743	0.808	0.808	0.795	0.835	0.831	0.970	0.973	0.971
2607	0.815	0.765	0.819	0.808	0.795	0.834	0.831	0.982	0.980	0.979
3704	0.918	0.863	0.917	0.751	0.746	0.786	0.764	0.880	0.876	0.874
4704	0.917	0.854	0.919	0.738	0.733	0.773	0.750	0.868	0.872	0.870
3705	0.916	0.852	0.918	0.719	0.713	0.753	0.749	0.859	0.862	0.860
3706	0.929	0.866	0.931	0.736	0.730	0.770	0.766	0.872	0.878	0.876
3707	0.911	0.847	0.913	0.753	0.748	0.745	0.737	0.852	0.858	0.858
3708	0.927	0.864	0.929	0.766	0.761	0.766	0.760	0.868	0.874	0.872
3712	0.914	0.856	0.913	0.740	0.734	0.776	0.750	0.884	0.893	0.894
2807	0.614	0.555	0.621	0.771	0.776	0.773	0.781	0.682	0.661	0.659
3816	0.605	0.546	0.612	0.761	0.765	0.763	0.771	0.673	0.652	0.649

小鱼仙草和小花荠苎的差别明显地表现在高度分化的位点(28.6%)上,各自均有很高的特有等位基因(33.3%),两者的遗传距离在各种对中最大。石香薷和杭州石荠苎在位点和等位基因上均有差异,但不及前对种那么显著。石香薷(11.8%)的特有基因较杭州石荠苎(45.1%)少很多。苏州石荠苎和石荠苎在位点上没有分化,特有等位基因相比之下也很贫乏(分别为 11.1% 和 16.7%),遗传一致度大于小鱼仙草居群间的遗传一致度。

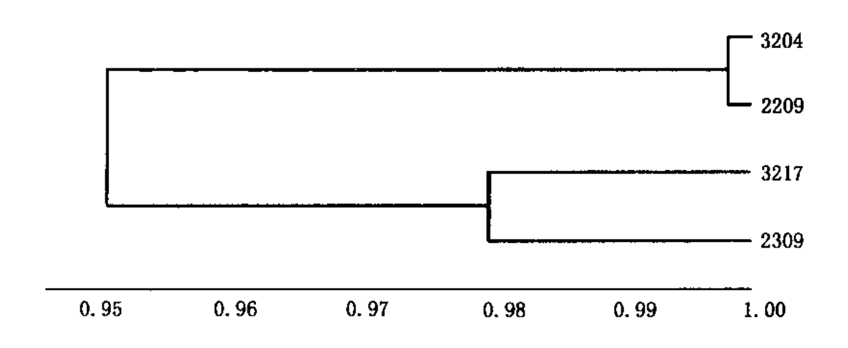


图2 小鱼仙草4个居群间聚类(UPGMA)图

Fig. 2 Clustering(UPGMA) diagram for four population of *Mosla dianthera* based on Nei's genetic identity values.

距离(Nei,1978)矩阵(左下角为遗传相似性,右上角为遗传距离)
genetic distance(above diagonal) between populations of *Mosla*

4604	2607	3707	4704	3705	3706	3707	3708	3712	2807	3816
0.222	0.205	0.086	0.087	0.088	0.073	0.093	0.076	0.090	0.487	0.503
0.297	0.268	0.148	0.158	0.160	0.144	0.167	0.146	0.155	0.589	0.606
0.213	0.200	0.087	0.085	0.086	0.071	0.091	0.074	0.092	0.476	0.491
0.213	0.214	0.286	0.304	0.331	0.307	0.284	0.266	0.302	0.260	0.273
0.230	0.230	0.293	0.311	0.338	0.314	0.291	0.273	0.309	0.254	0.267
0.180	0.181	0.241	0.257	0.283	0.261	0.294	0.266	0.254	0.257	0.270
0.185	0.185	0.269	0.287	0.289	0.266	0.305	0.274	0.288	0.247	0.260
0.030	0.019	0.127	0.142	0.153	0.137	0.161	0.142	0.123	0.382	0.397
0.028	0.020	0.133	0.137	0.149	0.130	0.153	0.135	0.113	0.414	0.428
0.029	0.022	0.135	0.139	0.151	0.132	0.153	0.137	0.112	0.417	0.432
	0.011	0.141	0.138	0.137	0.142	0.150	0.150	0.156	0.383	0.398
0.989		0.128	0.143	0.128	0.134	0.148	0.141	0.140	0.384	0.399
0.868	0.880		0.012	0.013	0.027	0.028	0.034	0.032	0.395	0.410
0.871	0.867	0.989		0.019	0.028	0.026	0.030	0.031	0.434	0.450
0.872	0.880	0.987	0.981		0.014	0.016	0.025	0.048	0.425	0.440
0.868	0.875	0.973	0.973	0.986		0.019	0.011	0.036	0.480	0.495
0.861	0.862	0.972	0.975	0.984	0.981		0.009	0.047	0.442	0.457
0.861	0.869	0.967	0.970	0.976	0.989	0.991		0.039	0.459	0.474
0.856	0.869	0.969	0.969	0.953	0.964	0.954	0.961		0.486	0.502
0.682	0.681	0.673	0.648	0.654	0.619	0.643	0.632	0.615		0.028
0.672	0.671	0.663	0.638	0.644	0.609	0.633	0.623	0.605	0.972	

表 3 石荠苎属 3 个种对之间在 28 个位点上的特有等位基因百分率 UA、分化位点百分率 $P(I=0)$、平均一致度 I 和平均遗传距离 D

Table 3 Genetic divergence between species pairs indicated by the percentage of unique alleles (UA), percentage of fully diverged loci (P), the average genetic identity (I) and the average genetic distance (D)

种对 Species pairs	UA	$P(I=0)$	I	D
Mosla chinensis *M. hangchouensis*	11.8 45.1	7.1	0.899	0.107
M. cavaleriei *M. dianthera*	33.3 33.3	28.6	0.770	0.261
M. scabra *M. soochouensis*	11.1 16.7	0	0.976	0.025

2.4 石荠苎属的隔离机制

2.4.1 适生生境的差异 不同物种适生生境差异最明显地表现在对阳光和水分的要求不同。根据对阳光和水分的要求不同,由阳光充足、干旱向阴湿的生境变化,石荠苎属相应的适生种类是杭州石荠苎、石香薷、苏州石荠苎、石荠苎、小鱼仙草和小花荠苎。适应于阳光充足、干旱环境的种类,如杭州石荠苎、石香薷和苏州石荠苎,具有较强的抗旱和耐贫瘠能力,当迁移至阴湿的环境中时,常是竞争的失败者,或者因为生理上的原因而不能完成正常的生殖过程。耐阴湿的种类,如小鱼仙草和小花荠苎,当处于干旱环境中时,由于缺乏抗旱机制,很难定居下来。杭州葛岭的相对高度不过几百米,阳坡岩石裸露,有杭州

石荠苎、苏州石荠苎生长。山下林木覆盖,杂草丛生,没有上述种类。相反,石荠苎和小鱼仙草却生长良好。在低洼地,小鱼仙草表现出更强的抗涝能力,在积水区域,小鱼仙草能正常生长而石荠苎不能延续世代。

2.4.2 花期不同 总体看来,石荠苎属的花期自7月下旬至11月中旬。在约4个月的漫长时间里,不同的种有不同的盛花期。就杭州来说,由早到晚开花的种类分别是石香薷、杭州石荠苎、苏州石荠苎、石荠苎、小鱼仙草和小花荠苎。有的种类之间花期比较接近,如杭州石荠苎和苏州石荠苎、石荠苎和小鱼仙草。石香薷的花期早于其它的种类,而小花荠苎晚于其它种。花期相近的种间偶尔可产生杂交个体,特别是在生境受干扰严重的地点。花期与居群的地理位置密切相关,同种的不同居群因地理位置的不同而有差异,例如,杭州石荠苎天台华顶山居群的花期较山下的临海居群早3天左右,而比杭州居群早一个星期。

2.4.3 繁育系统的改变 石荠苎属的种类中,没有自交不亲和机制,多数种类以自交为主,但杭州石荠苎和苏州石荠苎以异花传粉为主。杭州石荠苎形态上与石香薷最接近,但前者以异花授粉为主,后者以自花传粉为主。苏州石荠苎和石荠苎的分化不大,但苏州石荠苎是个以异交为主的种,而石荠苎在不同的居群中自交的程度不同。这两个种同地分布时,苏州石荠苎的花朵大而鲜艳,花期略晚。

2.4.4 杂种不育 石荠苎属同地分布的类种之间有时能产生少数杂交个体。种间杂交个体常出现于下列组合中:石香薷×石荠苎、杭州石荠苎×苏州石荠苎和小鱼仙草×石荠苎。自然情况下,F_1代的花发育率和结实率都非常低。作者统计了石香薷×石荠苎、杭州石荠苎×苏州石荠苎和小鱼仙草×石荠苎F_1代杂交个体的花朵发育率和结实率,石香薷×石荠苎的花朵发育率为11.23%,小坚果结实率2.81%;小鱼仙草×石荠苎的花朵发育率为0.75%,小坚果发育率0.19%。在这很低发育率的小坚果中大部分没有形成种子。作者采集了250粒杭州石荠苎×苏州石荠苎的F_1代结出的小坚果在实验地播种,最后得到3株F_2代植株,其中两株与苏州石荠苎没什么区别,另一株保持了杂种的许多性状,但*Pgm*-2分离为苏州石荠苎的基因型。

2.4.5 染色体结构和数目变异 疏花荠苎是个四倍体种(2n=36),形态上与二倍体的石香薷和苏州石荠苎(2n=18)非常相似,但由于倍性不同,人工杂交没有成功(表4)。杂交结果(表4)表明,核型差别大的杂交组合,如:MDI×MCA,MSO×MSO等,均没有获得子代。核型接近的杂交组合,如:MDI×MSC,MSC×MDI,MSO×MHA,尽管形态上有一定的差别,杂交成功率很低,可还是得到了少数能育子代。

3 讨 论

3.1 生殖隔离与种的概念

根据《中国植物志》的记载(Wu & Li,1977),石荠苎属全世界有22种,中国有12种。这些数字都是过高的估计,因为当时人们对石荠苎属的形态变异和生物学特点还缺乏足够的了解。*M. formosana* Maxim.、*M. grosseserrata* Maxim.、*M. longibracteata* C. Y. Wu et Hsuan、*M. remotiflora* Sun 和 *M. dianthera* 之间形态(特别在叶型)上有细微的差别,但它们之间杂交完全可育,而在石荠苎属中,种间的形态分化和生殖隔离是相关的

(S. L. Zhou,1995)。所以,上述名称各代表了种下的一些变异类型。另一类"种",如 *M. exfoliata* (C. Y. Wu) C. Y. Wu et H. W. Li 和 *M. longispica* (C. Y. Wu) C. Y. Wu et H. W. Li 实际上是高度不育的种间杂交个体。第三类是异常突变个体,如 *M. bracteata* Dian (产越南)是 *M. scabra* 的花序突变个体;*M. tamdaoensis* V. X. Phuong (产越南)是 *M. dianthera* 的花序突变个体。另外,由 Fujita(1965,1962)发表的大量名称只不过是化学型,作为"种"来处理显然是不合适的(Tetenyi,1968)。所以,石荠苎属具有形态差异和生殖隔离双重基础的种到目前为止有 8 个,其中 *M. japonica* (Benth. ex Oliver) Maxim. 仅发现于日本,其余 7 种我国均产(表 1),尤以华东地区最为丰富。

表 4　石荠苎属种间杂交结果

Table 4　Results of experimental hybridization among species

Combination (♀×♂)	Fp	No	Ns	Pn (%)	Ps (%)
MDI × MCA(1)	17	56	0	82.4	0
MDI × MCA(2)	16	44	0	78.6	0
MDI × MCH	12	35	0	72.9	0
MDI × MSC	37	62	1	41.9	1.6
MHA × MCA	20	0	0	0	0
MHA × MCH(1)	16	3	0	4.7	0
MHA × MCH(2)	21	2	0	2.4	0
MHA × MDI(1)	21	13	0	15.5	0
MHA × MDI(2)	15	0	0	0	0
MHA × MSC	14	0	0	0	0
MHA × MSO	24	13	0	13.5	0
MSC × MCA	16	20	0	31.3	0
MSC × MCH	29	9	0	8.6	0
MSC × MDI(1)	47	42	0	22.3	0
MSC × MDI(2)	25	67	1	67.0	1.5
MSO × MCH(1)	25	17	0	17.0	0
MSO × MCH(2)	12	19	0	39.6	0
MSO × MDI(1)	11	21	0	47.7	0
MSO × MDI(2)	24	24	0	25.0	0
MSO × MHA(1)	10	12	0	30.0	0
MSO × MHA(2)	11	14	1	31.8	7.1
MSO × MPA	14	22	0	39.3	0
MSO × MSC	26	34	0	32.7	0

注:Fp——♀×♂的花朵数;No——发育的小坚果数;Ns——F_1 代发育个体数;Pn——结实率;Ps——F_1 代发育率
Note: Fp——number of crosses; No——number of nutlets obtained; Ns——F_1 offspring raised from No; Pn——nutlet set (ratio of No to 4Fp); Ps——percentage of F_1 seedlings raised with No(ratio of Ns to No).

3.2　石荠苎属的物种形成式样

根据 Singh(1990)对物种形成方式的归纳,现有的资料表明,原初成种(primary speciation)方式和次生成种(secondary speciation)方式两类在石荠苎属中都存在。根据形态和染色体数目推断,异源杂交多倍化(amphiploidy)产生了疏花荠苎。杂交实验结果表明,在石荠苎属中,花序紧密、苞片宽大的类群与花序疏散、苞片狭小的类群杂交,杂种的花序和苞片形态介于两者之间,而疏花荠苎的形态恰好是这种中间状态。在原初物种形成的诸多方式中,突发式物种形成无疑占有重要地位,其中主效基因突变和染色体突变产生遗传

变异的可能性最大。小花荠苎随体的特殊位置预示该物种的发生可能与染色体突变有关。无独有偶,该物种的特有基因频率很高,而且在花粉表面纹饰这个在相近属都很保守的性状上也与众不同(Zhou *et al*.,1997),花朵也高度退化。从小鱼仙草居群间显著的遗传分化判断,地理隔离和繁育系统转变为自交导致基因流受阻,从而产生遗传分化,是石荠苎属物种形成的基础。

3.3 各种隔离机制的有效性

广义的生殖隔离包括遗传的和非遗传的各个方面,在石荠苎属中,适生生境差异、花期的不同、繁育系统的改变、杂种 F_1 代高度不育和染色体核型差异可能起着重要作用。

物种之间不同的适生生境是自然选择与适应的结果。石荠苎属的不同物种在长期的生态适应过程中,不同种之间的适生生境不同。杭州石荠苎和石香薷很难在阴湿的环境发现。相反,小花荠苎在干旱环境也极少见。不同的适生生境同时意味着空间上的隔离(地理隔离),由于基因流动的有限性,不同生境的居群间基因流动的可能性小于同地分布的居群。所以,生境要求不同的物种之间没有发现种间杂交个体说明适生生境的差别也是有效的隔离机制之一。

缺乏生境差异隔离的物种要保持种的独立性,除了内在的遗传分化外,花期的不同也是有效机制之一,因为花粉迁移是基因流动的重要方式之一,种间杂种必须有花粉流动才能实现,花期不遇,则杂交就阻断。石荠苎属种间花期的分化从时间上减小了发生种间基因交流的可能性,花期的分化对生殖隔离无疑是非常重要的。

对石荠苎属这样一个不存在自交不亲和机制的类群来说,繁育系统的改变是非常有效的生殖隔离方式。繁育系统由异交向自交的改变可由影响繁育系统的大突变、染色体结构变异的固定和 S 基因突变等引起。繁育系统的这种有向变化已得到证实(Grant,1981;Stebbins,1950),而相反过程却还没有令人信服的例子(Rick,1988)。由异交向自交的转变不仅限制了基因流动,同时常伴随着花部形态特征的变化,进一步加强了生殖隔离的程度。石荠苎属的种类中,有的种类形态上非常相似,但繁育系统差别较大,最典型的是杭州石荠苎和石香薷。杭州石荠苎以异花传粉为主,具有适应异花传粉的花部特征,而石香薷以自花传粉为主,花部特征也是适应这种传粉方式(Zhou *et al*.,1996),在这两个种的分化过程中,繁育系统的改变造成的生殖隔离起到重要的作用。

二倍体类群和四倍体类群之间由于倍性不同而产生生殖隔离是显而易见的。苏州石荠苎和疏花荠苎虽形态非常接近,却是独立的种。染色体结构变异可能是各种生殖隔离的根源,正如 White(1978)所说"90%以上,也许是98%的物种形成事件都伴随着核型的变化,其中的大部分情况是染色体结构重组在最初的分化中起着奠基性的作用"。

3.4 遗传分化与物种形成的关系

两个机制在石荠苎属的物种形成中普遍地起作用,一个是染色体的变异,包括结构和数目变异;另一个是基因水平上的分化。细胞学研究表明,同一物种的不同居群的染色体数目相同,核型相对一致,不同种的染色体数目和核型存在一定的差异。疏花荠苎由染色体数目多倍化产生($2n=4x=36$),这是该属目前唯一发现的多倍体种,形态介于石香薷与苏州石荠苎之间,但其次生多倍体起源是肯定的。染色体结构变异主要表现在不对称性和随体的易位上。石荠苎和苏州石荠苎的遗传分化很小,平均遗传距离 $D=0.025$,小

于小鱼仙草种内居群间的平均遗传距离($D=0.034$)。然而石荠苎和苏州石荠苎的核型不对称性差别明显。小花荠苎的核型不对称性不高,而其随体位于长臂上,是臂间易位形成的。

一般的共识是,在物种形成的早期,两个实体之间的遗传差异较小。然而这种共识只在可比较的类群间有效。在石荠苎属中,杭州石荠苎和小鱼仙草居种内群间的平均遗传距离大于石荠苎与苏州石荠苎种间的平均遗传距离。在这种情况下,即在种上水平或处于不同进化阶段时,遗传距离缺乏可比性。尽管如此,石荠苎与苏州石荠苎在基因位点上的很小分化引发的问题是,物种的发生需要多大的遗传差异。Singh(1990)及所引文献认为,成种不需要很大的遗传分化,因为遗传变异包括与成种作用有关的和无关的两类,而且遗传分化受诸多因素的限制。石荠苎与苏州石荠苎的情况支持这种解释,由于系统发育关系的限制,两者在许多位点上具有类似的多样性状态不是没有可能的。

参 考 文 献

Fujita Y, 1962. The species problem viewed from the chemical constituents. Acta Phytotax Geobot, 20: 132～135

Fujita Y, 1965. Classification and phylogeny of the genus *Mosla* (= *Orthodon*) (Lamiaceae) based on the constituents of essential oil, Ⅰ & Ⅱ. Bot Mag Tokyo, 78:212～219; 245～252

Grant V, 1981. Plant Speciation. 2nd ed. New York: Columbia University Press

Mayr E, 1982. Processes of speciation in animals. In: Barigozzi C. Mechanisms of Speciation. New York: Alan R Liss. 1～19

Nei M, 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics, 89: 583～590

Rick C M, 1988. Evolution of mating systems in cultivated plants. In: Gottlieg L & Jain S K eds. Plant Evolutionary Biology. London & New York: Chapman and Hall Ltp. 133～147

Singh R S, 1990. Patterns of species divergence and genetic theories of speciation. In: Wohrmann P K & Jain S K. Population Biology. Springer-Verlag. 231～265

Stebbins G L, 1950. Variation and Evolution in Plants. New York: Columbia University Press

Swofford D L, Selander R B, 1981. Biosys-1. Urbana: Univ. Illinois

Tetenyi P, 1968. The nomenclature of infraspecific chemical taxa. Taxon, 17: 261～264

White M J D, 1978. Modes of Speciation. Freeman, San Francisco: Freeman

Wu C-Y(吴征镒), Li H-W(李锡文), 1977. *Mosla*. In: Flora Reipublicae Popularis Sinicae, Tomus 66, Beijing: Science Press. 287～300

Zhou S-L(周世良), Pan K-Y(潘开玉), Hong D-Y(洪德元), 1996. Comparative studies on pollination biology of *Mosla hangchouensis* and *M. chinensis* (Labiatae). Acta Botanica Sinica(植物学报), 38(7): 530～540

Zhou S-L, Pan K-Y, Hong D-Y, 1997. Pollen and nutlet morphology in *Mosla* (Labiatae) and its systematic value. Israel Journal of Plant Sciences, 45(4): 343～350

Zhou S-L(周世良), Zhang F(张方), Wang Z-R(王中仁), Hong D-Y(洪德元), 1998. Genetic diversity of *Mosla hangchouensis* and *M. chinensis*. Acta Genetica Sinica(遗传学报), 25(2):173～180